ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202307.00152v1

14 种酢浆草属植物花粉形态及其亲缘关系分析

陈生煜，唐小云，肖云，韩茹，翟俊文，吴沙沙*

（福建农林大学 风景园林与艺术学院，福州 350002）

摘　要：利用扫描电镜对 14 种酢浆草属植物花粉形态及表面纹饰进行观测，对其花粉形态进行聚类分析，并基于孢粉学聚类结果，探讨其种间亲缘关系。结果表明：（1）所观测 14 种植物花粉粒为近球形或扁球形，极面观均为三裂圆形，多数为 3 沟花粉粒，稀 2 沟（星星酢浆草）和 4 沟（黄花酢浆草）；其中 96.3%花粉粒为中等大小，3.7%为小花粉粒；不同花柱类型都表现为长雄蕊花粉比短雄蕊花粉大；外壁纹饰可分为复网状和网状两类。（2）首次发现 3 种存在异常花粉粒，分别为桃之辉酢浆草、一片心酢浆草及黄花酢浆草，花粉的异常表现为萌发沟数目和排列异常，其外壁纹饰结构与正常花粉粒未有明显不同。（3）根据外壁纹饰可将 14 种划分为 2 大类：一类为复网状花粉，仅构巢酢浆草和果香酢浆草为该类纹饰，二者亲缘关系较近；另一类为网状花粉，对 12 种具网状花粉进行聚类分析可划分为 4 个类型，其中桃之辉酢浆草、双色冰淇淋酢浆草、藤双色冰淇淋酢浆草亲缘关系较近；扁平酢浆草、黄花酢浆草、纳马夸纳酢浆草及兔耳酢浆草亲缘关系较近；大花酢浆草、星星酢浆草、乳白蝴蝶叶酢浆草亲缘关系较近；吉氏酢浆草和一片心酢浆草与其他酢浆草亲缘关系较远。该研究结果表明，花粉形态相近的物种在植株形态上有一定的相似性，花粉形态特征可作为种间亲缘关系研究和分类划分依据，进一步为酢浆草属植物杂交育种亲本选择提供理论基础。

关键词：酢浆草属，花粉形态，异型花柱，异常花粉，亲缘关系

中图分类号：Q944.42　　　　　　　　　　　　**文献标识码：**A

Pollen Morphology and Phylogenetic Relationship of 14 *Oxalis* Species

CHEN Shengyu, TANG Xiaoyun, XIAO Yun, HAN Ru, ZHAI Junwen, WU Shasha*

(*College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University,* Fuzhou 350002, China)

Abstract: Most *Oxalis* are highly ornamentally valuable, but their taxonomy is difficult, which greatly limits the landscape application of this genus. The pollen morphology and exine ornamentation of 14 species of the *Oxalis* were observed using scanning electron microscopy, and their pollen morphology was clustered and analyzed to explore their interspecific relationship based on the results of palynological clustering. The results were as follows: (1) The pollens of the 14 species observed were subspheroidal or oblatesphere, and in polar view they were all 3-colpate, of which 96.3% were medium-sized and 3.7% were small, with different style types showing the largest grains are produced in stamens with long filaments and the smallest ones in stamens with short filaments; most pollen grains were 3-colpate, sparsely 2-colpate and 4-colpate, *O. stellata* and *O. pes-caprae*, respectively; exine ornamentation can be divided into two categories: supra-areolate and reticulate. (2) For the first time, three species with aberrant pollen grains were observed, namely *O. glabra*, *O. simplex* and *O. pes-caprae.* The aberrant pollens exhibit as abnormal number and arrangement of the colpi, but normal exine structure. There were 2-zonocolpate grains in *O. glabra*, spiralaperturate grains in *O. simplex*, and 4-zonocolpate grains and spiralaperturate grains in *O. pes-caprae.* (3) The 14 species can be divided into two categories according to the exine ornamentation, one includes *O. massonorum* and *O. nidulans* with supra-areolate pollen. The other category includes 12 species with reticulate pollen. Species in the latter category can be further divided into four types: *O. glabra*, *O. versicolor*, and *O. tenuifolia* are more closely related; *O. compressa*, *O. pes-caprae*, *O. namaquana*, and *O. fabaefolia* are more

基金项目：国家重点研发项目（2019YFD10010000）；福建农林大学林学院学科建设项目（72202200205）；福建农林大学 2020 年度乡村振兴服务团队项目(11899170124)[Supported by grants from National Key R & D Program of China (2019YFD10010000), the Forestry Peak Discipline Construction Project of Fujian Agriculture and Forestry University (72202200205), and Rural Revitalization Service Team Project of Fujian Agriculture and Forestry University in 2020 (11899170124)]。

第一作者：陈生煜（1997-），硕士研究生，主要从事园林植物资源与应用研究，（E-mail）2247896390@qq.com。

***通信作者：**吴沙沙，博士，副教授，博士生导师，主要从事园林植物资源与应用研究，（E-mail）shashawu1984@126.com。

closely related; *O. bowiei*, *O. stellata*, and *O. perdicaria* are more closely related; *O. zeekoevleyensis* and *O. simplex* are relatively distantly related to other *Oxalis*. The pollen morphology is a valuable criteria to clarify their phylogenetic relationship, and facilitate selection of parents in *Oxalis* cross breeding.

Key words: *Oxalis,* Pollen morphology, Heterostyly, Aberrant pollen, Phylogenetic Relationship

酢浆草属（*Oxalis*）隶属于酢浆草科（Oxalidaceae），约 800 种，主要分布于南美洲、中美洲温带和热带地区及非洲南部（Oberlander, 2004）。*Flora of China* 记载中国有酢浆草属植物 8 种，其中 6 个原生种和 2 个引进种（Editorial Board of Flora of China, 2008），而后又发现了 3 新种，即珠芽酢浆草（*O. bulbillifera*）（沈显生和孙灏，2003）、武陵酢浆草（*O. wulingensis*）（Deng et al., 2013）和石碑山酢浆草（*O. shibeishanensis*）（Tian et al., 2020）。该属植物为异型花柱植物，主要包括二型和三型花柱类型，且一般认为二型花柱由三型花柱演化而来（Weller, 1992；Marco & Arroyo, 1998；Endree, 2010）。该属植物还包含不同生活型，从草本到灌木，几乎能适应所有环境，且栽培繁殖容易，花色丰富，具有较高的园林应用价值（Oberlander et al., 2004; János, 2017; Lopez et al., 2013）。但由于高度的形态变异和表型可塑性，加上缺少系谱方面背景资料，分类鉴定困难，各组之间关系不清楚（Vaio et al., 2013；董钠等，2020），因而大大限制了该属的开发应用。

花粉具有极强的遗传保守性，受环境影响很小，因此花粉形态在一定程度上能够反映植物演化和亲缘关系，也是鉴定植物物种的重要依据（彭焕文等，2018；李洪池等，2021）。Dreyer（1996）对南非原生酢浆草属物种进行了详细的孢粉学研究，确定了 4 大类型和 19 个亚型，发现孢粉学分类与形态学分类不完全一致，建议修订酢浆草属植物分类。Abun（2003）对部分美国酢浆草属植物进行孢粉学研究，发现两种花粉类型即网状纹饰和疣状纹饰，且认为网状花粉为该属最原始类型。Rosenfeldt 和 Galati（2007）根据沟膜结构把阿根廷布宜诺斯艾利斯省[Buenos Aires province（Argentina）]9 种和 2 变种的花粉分成 4 种类型，认为酢浆草属种间形态相似性也反映在花粉形态上。Lopez 和 Rosenfeldt（2015；2016）对 *Palmatifoliae* 组中 5 种植物的花粉形态进行研究，发现花粉粒同质性可加强该组单系起源假设，而乌氏体（花药内绒毡层内表面上的一种仅数微米大小的颗粒物）类型变化可能有助于种间分化，次年对南美洲 *Alpinae* 组 13 种酢浆草属植物乌氏体特征和花粉形态研究提出了 6 个组别。国内对酢浆草属花粉形态研究相对较晚且有限，仅对几个种进行了花粉形态观察（杨德奎等，2004；陈明林等；2007）。前人对酢浆草属植物孢粉学研究主要针对少数分类群或某一特定地区，且未见利用孢粉学对酢浆草属植物进行亲缘关系研究。

因此，本研究借助扫描电镜对福建农林大学酢浆草属植物种质资源库 14 个物种进行详细花粉形态观察并进行聚类分析，并对该属同种不同花柱类型进行花粉形态观察，拟探究以下问题：（1）在酢浆草属植物中具不同花柱类型的种在花粉形态上有何异同；（2）14 种酢浆草属植物其花粉形态进化趋势及亲缘关系分析。

1　材料与方法

1.1　实验材料

供试材料为引种的 14 种酢浆草属植物（表 1，图 1），采自福建农林大学酢浆草属植物种质资源库。凭证标本保存于福建农林大学风景园林与艺术学院标本室。

表 1　试验材料信息

Table 1　Information of materials tested

编号 No.	种 Species	花柱类型 Floral morph	组 Section	花色 Flower color	凭证标本 Voucher
1	扁平酢浆草 *Oxalis compressa*	长花柱 Long-style	*Cernuae*	黄色 Yellow	CLAA0003567
2	果香酢浆草 *O. massonorum*	长花柱 Long-style	—	白色 White	CLAA0003571
3	纳马夸纳酢浆草 *O. namaquana*	短花柱 Short-style	*Crassulae*	黄色 Yellow	CLAA0003568

chinaXiv:202307.00152v1

4	构巢酢浆草 *O. nidulans*	长花柱 Long-style	*Sagittatae*	淡紫色 Pale lavender	CLAA0003577
5	构巢酢浆草 *O. nidulans*	短花柱 Short-style	*Sagittatae*	淡紫色 Pale lavender	CLAA0003578
6	兔耳酢浆草 *O. fabaefolia*	中花柱 Mid-style	*Crassulae*	黄色 Yellow	CLAA0003576
7	大花酢浆草 *O. bowiei*	短花柱 Short-style	*Cernuae*	紫红色 Purplish red	CLAA0003579
8	星星酢浆草 *O. stellata*	中花柱 Mid-styled	*Cernuae*	粉红色 Pink	CLAA0003580
9	吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*	长花柱 Long-style	*Oppositae*	紫色 Purple	CLAA0003569
10	吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*	中花柱 Mid-style	*Oppositae*	紫色 Purple	CLAA0003570
11	桃之辉酢浆草 *O. glabra*	短花柱 Short-style	*Angustatae*	红色 Red	CLAA0003572
12	双色冰淇淋酢浆草 *O. versicolor*	中花柱 Mid-style	*Angustatae*	红白 Red & White	CLAA0003573
13	藤双色冰淇淋酢浆草 *O. tenuifolia*	长花柱 Long-style	*Angustatae*	红白 Red & White	CLAA0003574
14	一片心酢浆草 *O. simplex*	短花柱 Short-style	*Campannlatae*	白色 White	CLAA0003583
15	黄花酢浆草 *O. pes-caprae*	短花柱 Short-style	*Cernuae*	黄色 Yellow	CLAA0003581
16	乳白蝴蝶叶酢浆草 *O. perdicaria*	短花柱 Short-style	*Perdcara*	乳白色 Ivory	CLAA0003590

注：编号 4、5 和 9、10 为同种的不同花柱类型。—表示该种未被分组。

Note: Numbers 4, 5 and 9, 10 are different floral morph of the same species. — means the species is not grouped.

chinaXiv:202307.00152v1

chinaXiv:202307.00152v1

1-16 见表 1。编号 4、5 和 9、10 为同种的不同花柱类型，其花形态相同。

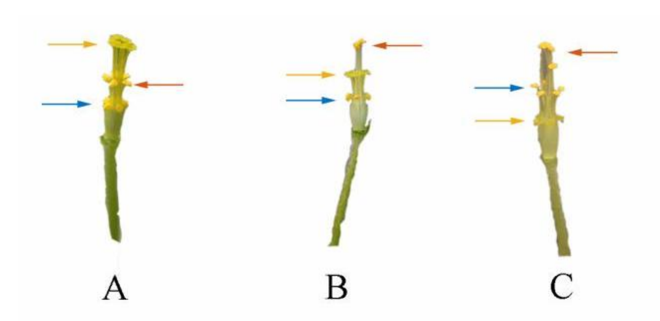
See Table for 1-16. Numbers 4, 5 and 9, 10 are different floral morph of the same species, the flowers have the same morphology.

图 1　14 种酢浆草属植物花部形态

Fig. 1　Floral morphology of 14 species of *Oxalis*

1.2　实验方法

在酢浆草属植物盛花期，分别取同朵花中长、短雄蕊（图 2）于 5%戊二醛溶液中固定 4 h，磷酸缓冲液清洗 3 遍，每遍间隔 10～15 min，1%锇酸固定 4 h，蒸馏水清洗 3 遍，每遍间隔 10～15 min，乙醇逐级脱水，50%，70%，80%，90%，100%，每遍间隔 10～15 min，其中 100%置换 3 次，环氧丙烷置换 2 遍，临界点干燥[日立（HITACHI）HCP-2]，上台喷金（EIKO IB-5），并在 JSM-6380LV 型扫描电镜下观察、拍照记录。



A. 长花柱；**B**. 中花柱；**C**. 短花柱。黄色箭头表示柱头；红色箭头表示长雄蕊；蓝色箭头表示短雄蕊。

A. Long-style; **B**. Mid-style; **C**. Short-style. Yellow arrow shows stigma; red arrow shows long-stamen; blue arrow shows short-stamen.

图 2　酢浆草属植物 3 种花柱类型

Fig. 2　Three style types of *Oxalis*

1.3　花粉形态描述

分别对具有代表性的视野 2 000×观察花粉赤道面和极面，2 000～4 000×观察花粉萌发沟，10 000×观察花粉表面纹饰进行拍照。在照片上随机抽取 20 粒花粉，用 Image J 软件测量极轴（polar axis，P）、赤道轴长（equatorial axis，E）、网眼长、网眼宽、网眼直径、网脊宽，测量相关指标后，用 SPSS 23.0 软件对相关指标进行聚类分析及显著性分析，得到孢粉学聚类结果。

花粉形状：1.14＜P/E＜2 为长球形；0.88＜P/E＜1.14 为近球形；0.50＜P/E＜0.88 为扁球形（王伏雄等，1995）。

花粉大小：以最长轴的长度来表示。10～25 μm 为小花粉粒；25～50 μm 为中等大小花粉粒；50～100 μm 为大花粉粒（埃尔特曼，1978）。

网眼类型：以网眼直径来表示。网眼直径＜1 μm 为微细网状（micro-reticulata）；1＜网眼直径＜1.5 μm 为细网状（finely reticulate）；网眼直径＞1.5～2.5 μm 为网状（reticulate）（Lopez et al., 2016）。

网眼大小：网眼长×网眼宽。

花粉外壁纹饰：根据 Dreyer（1996）确定的花粉类型来表示。皱波网状花粉（rugulate-reticulate pollen）；微皱具刺花粉（micro-rugulate-spinose pollen）；网状花粉（reticulate pollen）；复网状花粉（supra-areolate pollen）。

异常花粉描述：根据 Dreyer 和 Van wyk（1998）对酢浆草属植物异常花粉的分类来表示。2-环沟花粉粒；螺旋萌发孔花粉粒；4-环沟花粉粒。

2　结果与分析

2.1　花粉形态特征

2.1.1　花粉粒大小和形状

14 种中 93.7%花粉粒为中等大小。特别的是中花柱型吉氏酢浆草（*O. zeekoevleyensis*）上发现有 2 种大小的花粉粒，其中长雄蕊上花粉粒为中等大小，短雄蕊上花粉粒为小花粉；最大花粉粒为桃之辉酢浆草（*O. glabra*）长雄蕊上花粉粒，花粉大小为（42.51±0.86）×（36.99±1.65）μm；最小为乳白蝴蝶叶短雄蕊上花粉，大小为（18.74±3.6）×（21.26±0.8）μm；在 14 种酢浆草属植物中发现，长雄蕊均比短雄蕊花粉粒大（表 2）。14 种酢浆草属植物花粉形态赤道面观均为近球形或扁球形，其中近球形为花粉主要形状，长雄蕊花粉与短雄蕊花粉形状基本保持一致（表 2）。同一种（表 2：编号 4、5 和编号 9、10）中不同花柱类型，其花粉形状大小之间无明显差异。14 种酢浆草极面观均为三裂圆形（图 4-图 9：1B-16B、1B′-16B′）。

2.1.2　外壁纹饰

本研究 14 种中发现 2 种花粉类型，分别为网状花粉和复网状花粉。其中网状花粉类型有 12 种。复网状花粉仅在果香酢浆草和构巢酢浆草中发现，根据沟膜结构可区分这 2 种，果香酢浆草沟膜上无颗粒物（图 4：2C、2C′），而构巢酢浆草沟膜上颗粒物聚成块状排列在沟膜中央（图 5：4C、4C′、5C、5C′）。对 12 种具网状花粉物种，进行网眼大小、网脊宽度、网眼直径测量，发现网眼最大的是黄花酢浆草（*O. pes-caprae*）长雄蕊上花粉粒，大小为（1.60±0.47）μm，最小的在乳白酢浆草短雄蕊花粉粒上，大小为（0.53±0.13）μm。网脊宽度最宽为兔耳酢浆草（*O. fabaefolia*）长雄蕊上花粉粒，宽为（0.70±0.41）μm，最窄为乳白蝴蝶叶酢浆草短雄蕊上花粉粒，宽为（0.36±0.07）μm（表 3）。根据网眼直径可将网状花粉粒划分为 2 种网眼类型，细网状和微细网状，其中微细网状为主要网眼类型（表 3）。根据网眼内颗粒物密度可分为：无颗粒物，低密度颗粒物，中密度颗粒物和高密度颗粒物（图 4-图 9：1D-16D、1D′-16D′），12 种网状花粉中网眼内无颗粒物 2 种，低密度有 3 种，中密度有 4 种，高密度有 5 种，其中在吉氏酢浆草中不同的花柱类型中发现 2 种网眼类型，长花柱型网眼内无颗粒（表 3、图 6：9D、9D′），而中花柱型网眼内有低密度颗粒物（表 3，图 7：10D、10D′）。

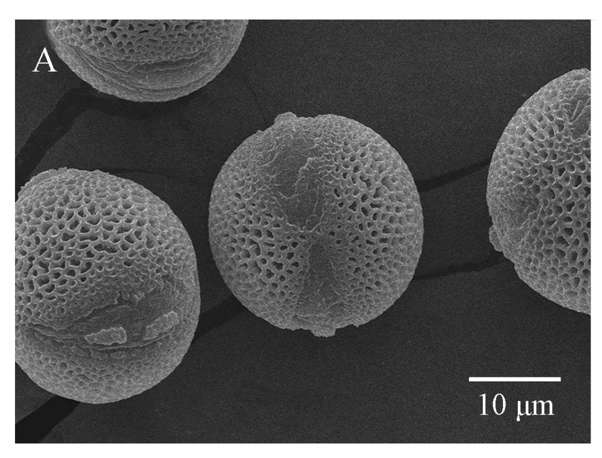
2.1.3　萌发沟

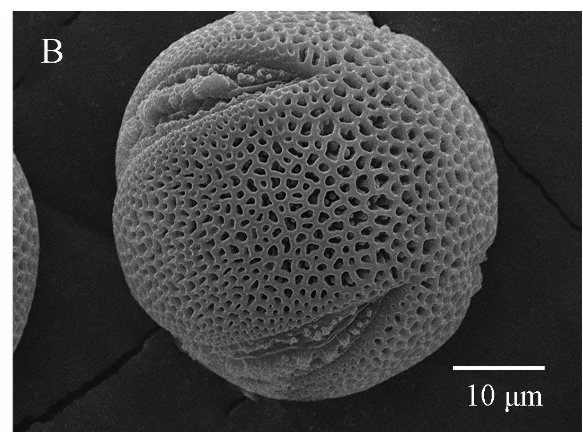
本研究中 14 种酢浆草属植物花粉主要为 3 沟花粉粒，稀 2 沟和 4 沟，其中 2 沟花粉粒在星星酢浆草

chinaXiv:202307.00152v1

ChinaXiv合作期刊

（*O. stellata*）中发现（图 3：A），4 沟花粉粒在黄花酢浆草中发现（图 3：B），花粉沟长达极区（图 4-图 9：1A-16A、1A′-16A′）。根据萌发沟沟膜结构可以分为 4 个类型，类型 I：小颗粒以不规则的方式排列在沟膜边缘，颗粒或多或少聚成团不规则的排列在沟膜上（图 6：9C、9C′；图 8：14C、14C′）；类型 II：颗粒物聚成块状，块状颗粒物不规则的填满整个沟膜（图 6：7C、7C′）；类型 III：颗粒物在沟膜边缘排列，在沟膜中央聚成小簇（图 8：15C、15C′；图 9：16C、16C′）；类型 IV：颗粒物在边缘排成一排，并在中央明显的聚成块状（图 4：1C、1C′、3C、3C′；图 5：6C、6C′；图 7：10C、10C′、11C、11C′、12C、12C′；图 8：13C、13C′）。其中类型 I 有 2 个种，类型 II 有 1 个种即大花酢浆草（*O. bowiei*），类型 III 有 2 个种，类型 IV 有 7 个种。





A. 2 沟花粉粒（星星酢浆草）；**B**. 4 沟花粉粒（黄花酢浆草）。

A. 2-colpate pollen of *O. stellata*; **B**. 4-colpate pollen of *O. pes-caprae.*

图 3 2 沟和 4 沟花粉

Fig. 3　2-colpate and 4-colpate pollens

chinaXiv:202307.00152v1

ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202307.00152v1

表 2　酢浆草属 14 种植物花粉大小与形状

Table 2　Pollens size and shape of 14 *Oxalis* species

编号 No.	种名 Species	极轴（P） Polar axis（μm）		赤道轴（E） Equatorial axis（μm）		花粉形状 P/E Pollen shape		花粉大小 Pollen size	
		长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen
1	扁平酢浆草 *O. compressa*	34.50±1.16bc	27.72±1.27cde	38.09±1.09abc	30.61±2.17cd	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
2	果香酢浆草 *O. massonorum*	33.50±2.56cd	26.06±0.29defg	36.64±1.84abc	28.52±1.00de	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
3	纳马夸纳酢浆草 *O. namaquana*	36.54±0.36b	28.90±0.97bcd	42.10±0.67a	33.89±1.52ab	扁球形 Oblatesphere	扁球形 Oblatesphere	中等大小 Medium	中等大小 Medium
4	构巢酢浆草 *O. nidulans*	28.51±1.03ef	24.28±0.96efgh	32.01±0.57cd	25.80±0.81fg	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
5	构巢酢浆草 *O. nidulans*	32.95±4.28cd	31.17±1.01ab	35.04±3.23bc	32.43±1.18bc	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
6	兔耳酢浆草 *O. fabaefolia*	32.66±0.15cd	24.86±0.54efgh	38.87±1.27bc	29.96±0.73de	扁球形 Oblatesphere	扁球形 Oblatesphere	中等大小 Medium	中等大小 Medium
7	大花酢浆草 *O. bowiei*	32.11±1.57cd	31.47±1.87ab	36.18±0.24abc	35.64±2.28a	扁球形 Oblatesphere	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
8	星星酢浆草 *O. stellata*	34.98±0.42bc	22.83±0.10hj	36.63±0.46abc	25.2±0.20g	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
9	吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*	24.45±0.06g	20.91±0.79ij	27.53±2.12de	22.75±1.24h	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	小 Small
10	吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*	30.90±0.43de	22.33±1.09hj	34.27±0.23bc	25.34±0.89g	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
11	桃之辉酢浆草 *O. glabra*	42.51±0.86a	32.94±0.20a	36.99±1.65abc	36.29±0.12a	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
12	双色冰淇淋酢浆草 *O. versicolor*	31.17±0.40de	26.80±2.10def	37.03±0.18abc	28.92±1.51de	扁球形 Oblatesphere	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium

ChinaXiv合作期刊

续表 2

编号 No.	种名 Species	极轴（P） Polar axis（μm）		赤道轴（E） Equatorial axis（μm）		花粉形状 P/E Pollen shape		花粉大小 Pollen size	
		长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen
13	藤双色冰淇淋酢浆草 *O. tenuifolia*	26.34±1.20fg	24.70±0.25efgh	28.55±0.18de	27.86±0.33ef	近球形 Subspheroidal	近球形 Subspheroidal	中等大小 Medium	中等大小 Medium
14	一片心酢浆草 *O. simplex*	30.54±1.29de	23.17±3.72bc	34.92±2.32bc	28.27±2.84de	近球形 Subspheroidal	扁球形 Oblatesphere	中等大小 Medium	中等大小 Medium
15	黄花酢浆草 *O. pes-caprae*	32.35±2.02cd	29.82±1.46bc	36.79±1.43abc	34.47±0.89bc	扁球形 Oblatesphere	扁球形 Oblatesphere	中等大小 Medium	中等大小 Medium
16	乳白蝴蝶叶酢浆草 *O. perdicaria*	20.35±0.79h	18.74±3.61j	23.33±0.02e	21.26±0.80h	扁球形 Oblatesphere	扁球形 Oblatesphere	小 Small	小 Small

注：同列中不同字母表示差异显示性（P＜0.05）。下同。

Note: Different letters within the same column indicate significant differences (P＜0.05). The same below.

chinaXiv:202307.00152v1

chinaXiv:202307.00152v1

表 3　花粉形态特征

Table 3　Characteristic of 14 pollens morphology

编号 No.	种名 Species	网眼直径 Lumen diameter（μm）		网眼大小 Lumen size（μm）		网脊宽度 Width of murus（μm）		网眼附属物密度 Appendages density in lumina		网眼类型 Reticulum type	
		长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen
1	扁平酢浆草 *O. compressa*	0.74±0.28cd	0.61±0.12cd	1.01±0.35cdef	0.71±0.22cd	0.45±0.07d	0.45±0.05bcd	中密度 Medium density	中密度 Medium density	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata
2	果香酢浆草 *O. massonorum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	纳马夸纳酢浆草 *O. namaquana*	1.32±0.32a	0.95±0.24a	1.31±0.36abcd	1.17±0.38a	0.44±0.09d	0.42±0.09cde	中密度 Medium density	中密度 Medium density	细网状 Finely reticulate	微细网 Micro-reticulata
4	构巢酢浆草 *O. nidulans*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	构巢酢浆草 *O. nidulans*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	兔耳酢浆草 *O. fabaefolia*	1.19±0.40ab	0.82±0.30ab	1.31±0.43abcd	1.19±0.46a	0.70±0.41a	0.56±0.07a	高密度 High density	高密度 High density	细网状 Finely reticulate	微细网 Micro-reticulata
7	大花酢浆草 *O. bowiei*	1.23±0.21ab	0.94±0.19a	1.40±0.31abc	1.16±0.22a	0.54±0.17bc	0.48±0.10bc	低密度 Low density	低密度 Low density	细网状 Finely reticulate	微细网 Micro-reticulata
8	星星酢浆草 *O. stellata*	1.20±0.30ab	0.83±0.16ab	1.50±0.47ab	1.05±0.38abc	0.54±0.07bc	0.40±0.05de	低密度 Low density	低密度 Low density	细网状 Finely reticulate	微细网 Micro-reticulata
9	吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*	0.71±0.20d	0.59±0.16cd	0.90±0.26def	0.83±0.29abcd	0.40±0.04de	0.38±0.06e	无 None	无 None	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata
10	吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*	0.77±0.18cd	0.60±0.13cd	1.02±0.32cdef	0.80±0.22bcd	0.56±0.02bc	0.41±0.07de	低密度 Low density	低密度 Low density	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata
11	桃之辉酢浆草 *O. glabra*	0.84±0.18cd	0.82±0.25ab	1.30±0.26abcd	1.17±0.36a	0.56±0.08bc	0.56±0.03a	高密度 High density	高密度 High density	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata

chinaXiv:202307.00152v1

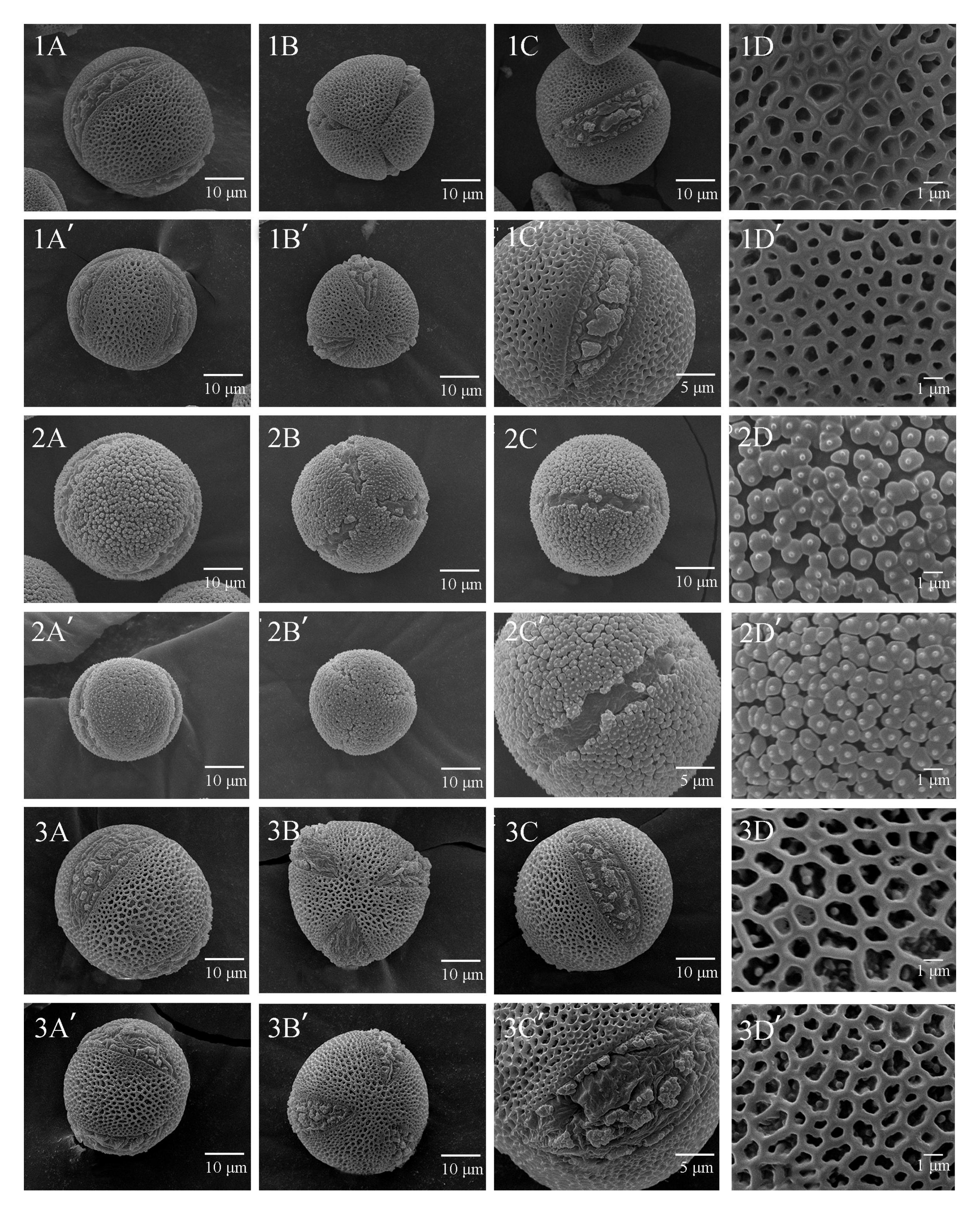
续表 3

编号 No.	种名 Species	网眼直径 Lumen diameter（μm）		网眼大小 Lumen size（μm）		网脊宽度 Width of murus（μm）		网眼附属物密度 Appendages density in lumina		网眼类型 Reticulum type	
		长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen	长雄蕊 Long stamen	短雄蕊 Short stamen
12	双色冰淇淋酢浆草 *O. versicolor*	1.00±0.25bc	0.95±0.21a	1.36±0.59abc	1.10±0.33ab	0.45±0.03d	0.50±0.06b	高密度 High density	高密度 High density	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata
13	藤双色冰淇淋酢浆草 *O. tenuifolia*	0.70±0.15d	0.66±0.24bc	0.90±0.25ef	0.87±0.37abc	0.42±0.06de	0.40±0.03de	高密度 High density	高密度 High density	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata
14	一片心酢浆草 *O. simplex*	0.80±0.40cd	0.84±0.27ab	1.14±0.80bcde	1.18±0.47a	0.57±0.04b	0.50±0.05b	高密度 High density	高密度 High density	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata
15	黄花酢浆草 *O. pes-caprae*	1.20±0.26ab	0.60±0.15cd	1.60±0.47a	0.86±0.23abc	0.49±0.07cd	0.48±0.05b	中密度 Medium density	中密度 Medium density	细网状 Finely reticulate	微细网 Micro-reticulata
16	乳白蝴蝶叶酢浆草 *O. perdicaria*	0.45±0.16e	0.41±0.06d	0.64±0.43e	0.53±0.13d	0.38±0.06e	0.36±0.07e	无 None	无 None	微细网 Micro-reticulata	微细网 Micro-reticulata

注：—表示该种花粉不具备网状结构。

Note: — indicates that the pollen of this species does not have a reticulate structure.

chinaXiv:202307.00152v1



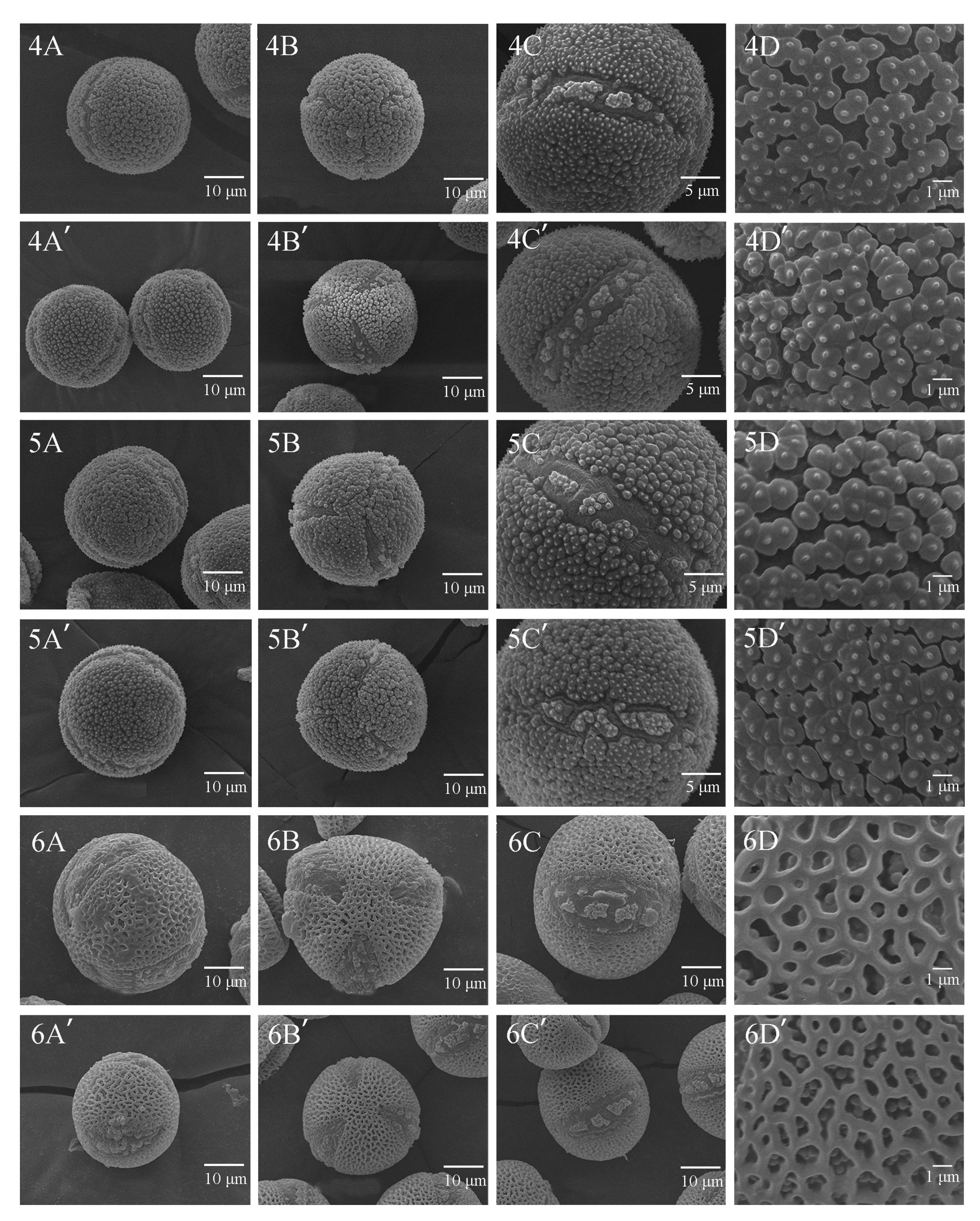
1. 扁平酢浆草；**2**. 果香酢浆草；**3**. 纳马夸纳酢浆草。**A**. 长雄蕊花粉赤道面观；**B**. 长雄蕊花粉极面观；**C**. 长雄蕊花粉萌发沟；**D**. 长雄蕊花粉外壁纹饰；**A′**. 短雄蕊花粉赤道面观；**B′**. 短雄蕊花粉极面观；**C′**. 短雄蕊花粉萌发沟；**D′**. 短雄蕊花粉外壁纹饰。下同。

1. *O. compressa*; **2**. *O. massonorum*; **3**. *O. namaquana*. **A**. Equatorial view of pollen from long stamen; **B**. Polar view of pollen from long stamen; **C**. Colpus of pollen from long stamen; **D**. Exine of pollen from long stamen; **A′**. Equatorial view of pollen from short stamen; **B′**. Polar view of pollen from short stamen; **C′**. Colpus of pollen from short stamen; **D′**. Exine of pollen from short stamen. The same below.

图 4　扁平酢浆草、果香酢浆草、纳马夸纳酢浆草花粉形态

Fig. 4　Pollens morphology of *O. compressa*, *O. massonorum*, and *O. namaquana*

chinaXiv:202307.00152v1



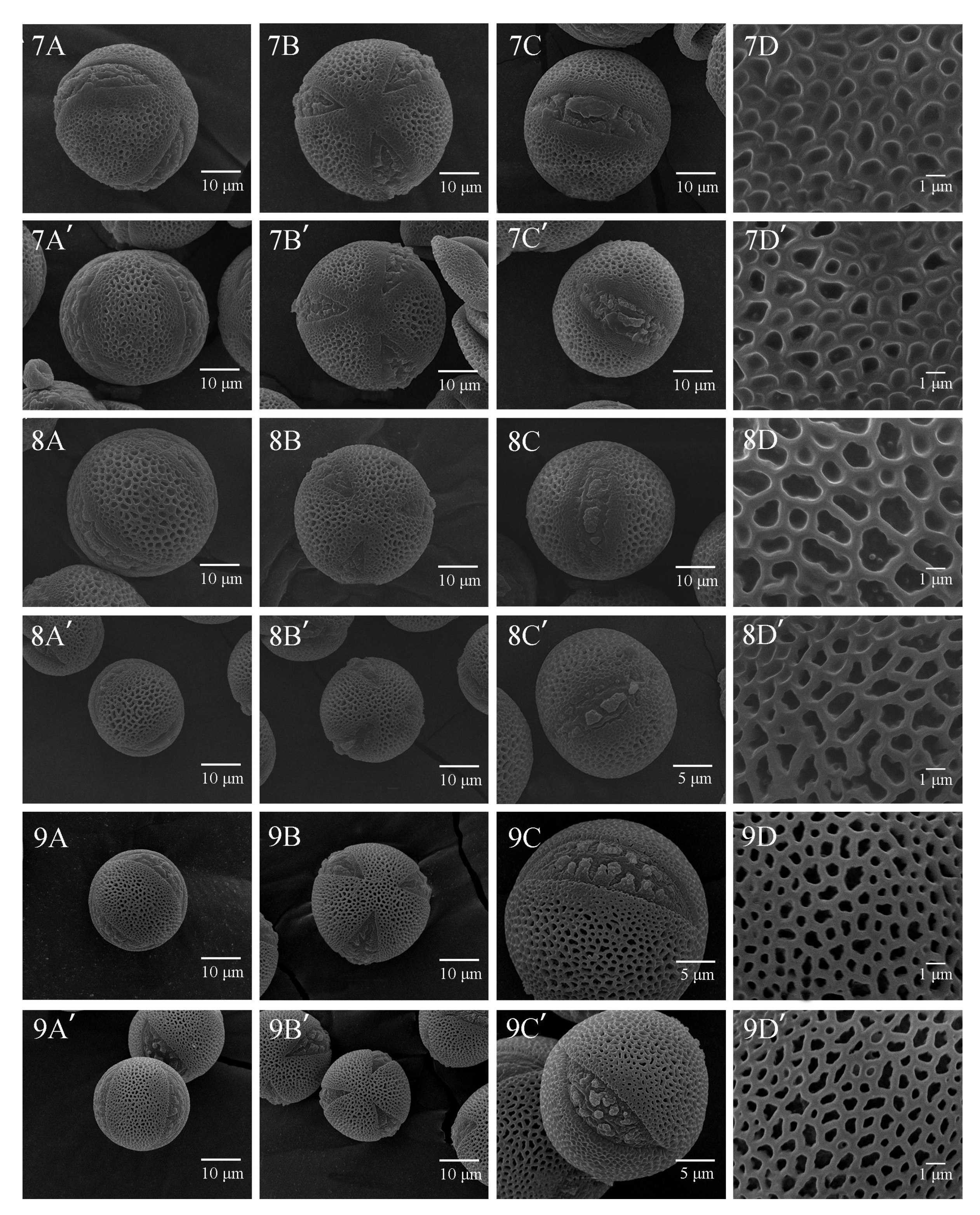
4. 构巢酢浆草（长花柱）；**5**. 构巢酢浆草（短花柱）；**6**. 兔耳酢浆草。

4. *O. nidulans* (long-style); **5**. *O. nidulans* (short-style); **6**. *O. fabaefolia*.

图 5　构巢酢浆草（长花柱）、构巢酢浆草（短花柱）、兔耳酢浆草花粉形态

Fig. 5　Pollens morphology of *O. nidulans* (long-style), *O. nidulans* (short-style), and *O. fabaefolia*

chinaXiv:202307.00152v1



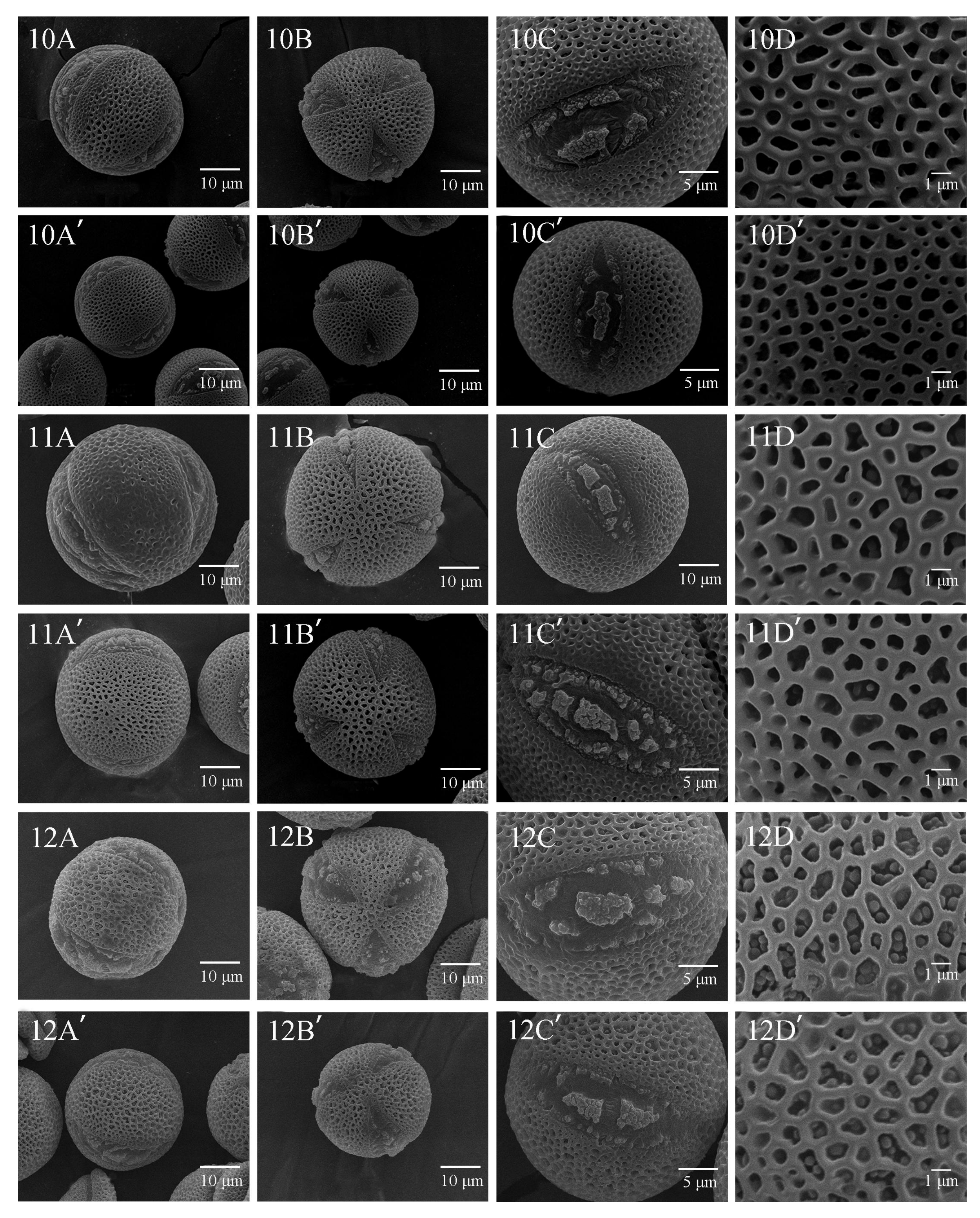
7. 大花酢浆草；**8**. 星星酢浆草；**9**. 吉氏酢浆草（中花柱）。

7. *O. bowiei*; **8**. *O. stellata*; **9**. *O. zeekoevleyensis* (mid-style).

图 6　大花酢浆草、星星酢浆草、吉氏酢浆草（中花柱）花粉形态

Fig. 6　Pollens morphology of *O. bowiei*, *O. stellata*, and *O. zeekoevleyensis* (mid-style)

chinaXiv:202307.00152v1



10. 吉氏酢浆草（长花柱）；**11**. 桃之辉酢浆草；**12**. 双色冰淇淋酢浆草。

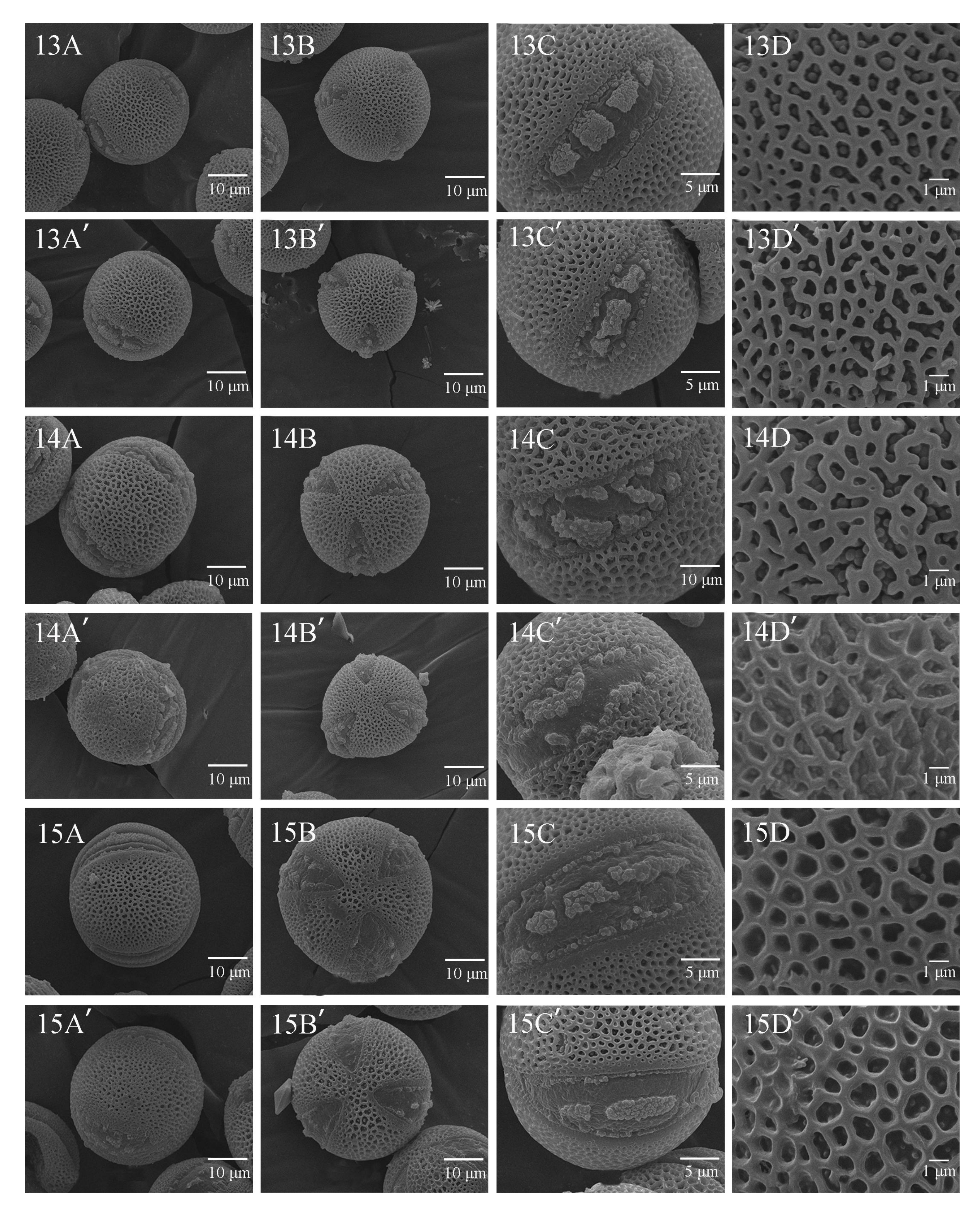
10. *O. zeekoevleyensis* (long-style); **11**. *O. glabra*; **12**. *O. versicolor*.

图 7　吉氏酢浆草（长花柱）、桃之辉酢浆草、双色冰淇淋酢浆草花粉形态

Fig. 7　Pollens morphology of *O. zeekoevleyensis* (long-style), *O. glabra*, and *O. versicolor*

ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202307.00152v1



13. 藤双色冰淇淋酢浆草；**14**. 一片心酢浆草；**15**. 黄花酢浆草。

13. *O. tenuifolia*; **14**. *O. simplex*; **15**. *O. pes-caprae*.

图 8　藤双色冰淇淋酢浆草、一片心酢浆草、黄花酢浆草花粉形态

Fig. 8　Pollens morphology of *O. tenuifolia*, *O. simplex*, and *O. pes-caprae*

ChinaXiv合作期刊

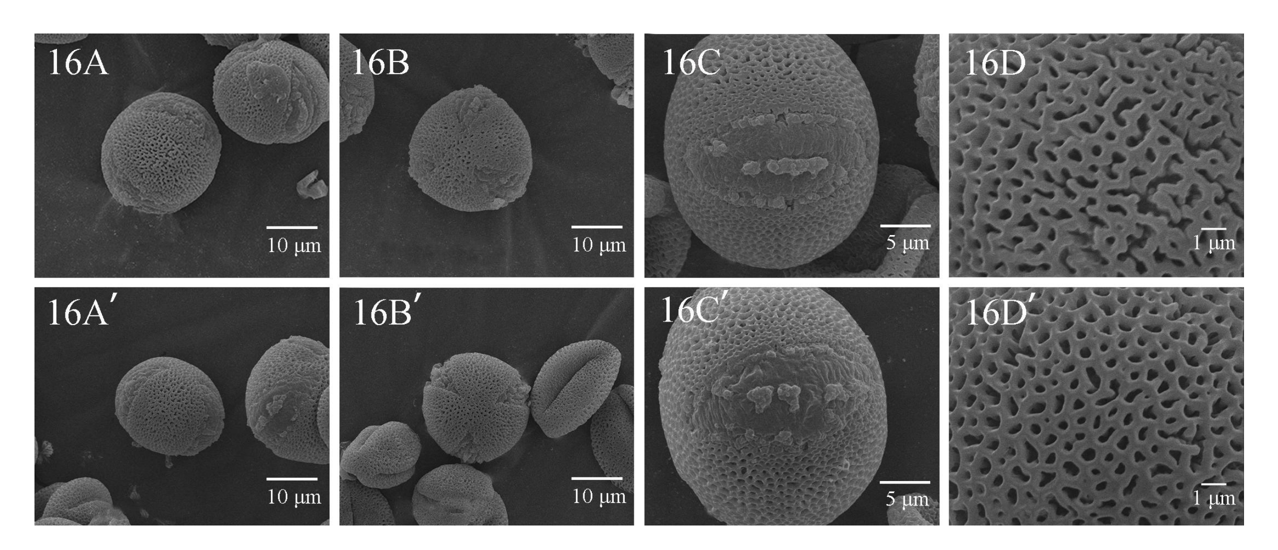
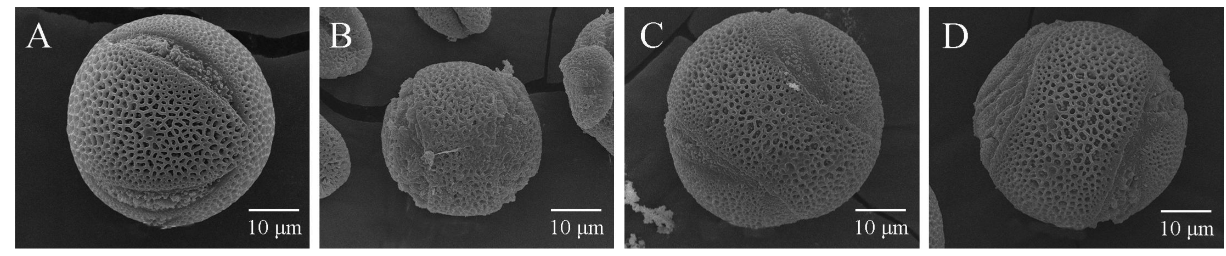


图 9　乳白蝴蝶叶酢浆草花粉形态

Fig. 9　Pollen morphology of *O. perdicaria*

2.1.4　异常花粉

首次在桃之辉酢浆草、一片心酢浆草（*O. simplex*）、黄花酢浆草发现存在花粉异常现象，具异常花粉种类占所观测 14 中植物数目的 21.4%。其中桃之辉酢浆草中存在 2-环沟花粉粒（图 10：A），一片心酢浆草中存在螺旋萌发孔花粉粒（图 10：B），黄花酢浆草中发现两种异常花粉类型，即螺旋萌发孔花粉粒和 4-环沟花粉粒（图 10：C、D）。本研究发现酢浆草属植物中花粉的异常表现为萌发沟数目和排列，其外壁纹饰结构与正常花粉粒未有明显不同。



A. 2-环沟（桃之辉酢浆草）；**B**. 螺旋萌发孔（一片心酢浆草）；**C**, **D**. 4-环沟、螺旋萌发孔（黄花酢浆草）。

A. 2-zonocolpate grains of *O. glabra*; **B**. Spiralaperturate grains of *O. simplex*; **C**, **D**. 4-zonocolpate grains, spiralaperturate grains of *O. pes-caprae*.

图 10　酢浆草属植物异型花粉

Fig. 10　Aberrant pollen grains of *Oxalis* species

2.2 以花粉形态为依据的 14 种酢浆草属植物检索表

依据所观察到的花粉形态特征编写了 14 种酢浆草属植物检索表，结果如下。

chinaXiv:202307.00152v1

ChinaXiv合作期刊

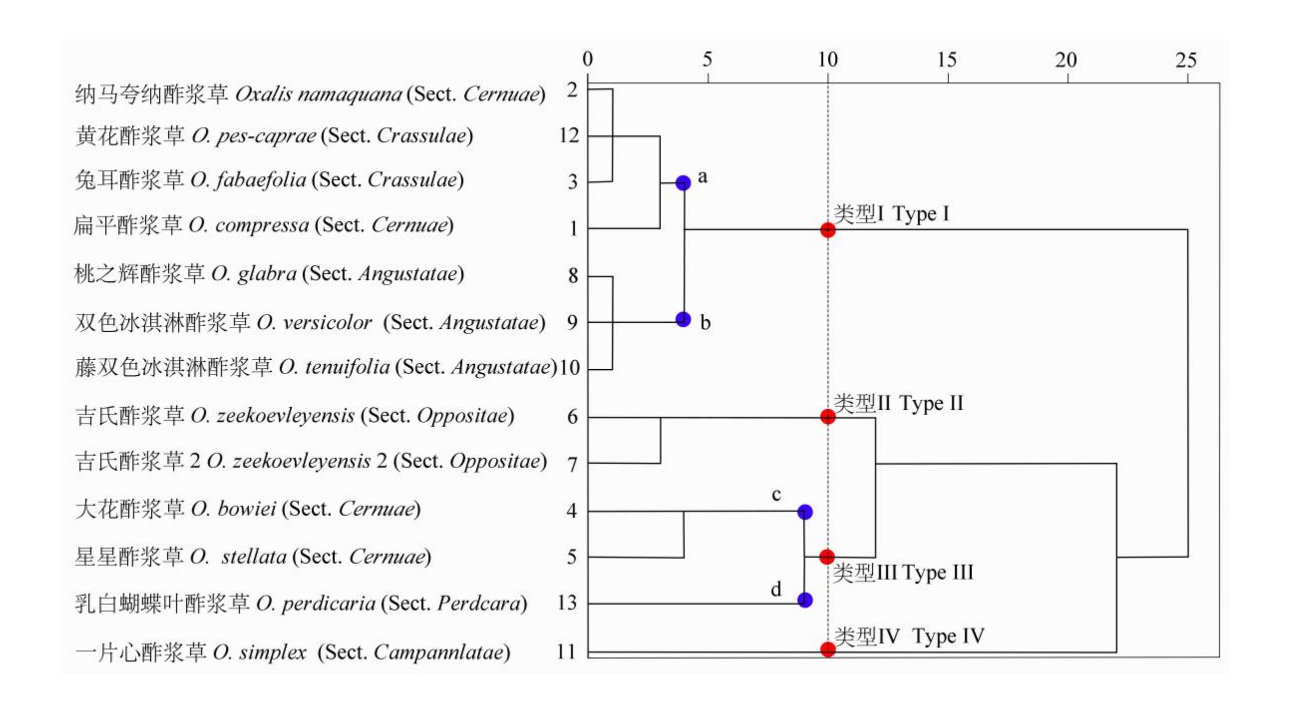
基于花粉形态 14 种酢浆草属植物检索表

1.花粉粒具复网状
2.沟膜上颗粒物聚成块状排列在沟膜中央……构巢酢浆草 *Oxalis nidulans*
2.沟膜上无颗粒物……果香酢浆草 *O. massonorum*
1.花粉粒具网状
3.沟膜上颗粒物不规则排列
4.小颗粒以不规则的方式排列在沟膜边缘，颗粒或多或少聚成团不规则的排列
5.网眼内具高密度附属物……一片心酢浆草 *O. simplex*
5.网眼内无或具低密度附属物……吉氏酢浆草 *O. zeekoevleyensis*
4.颗粒物聚成块状，块状颗粒物不规则的填满整个沟膜……大花酢浆浆草 *O. bowiei*
3.沟膜上颗粒物规则排列
6.颗粒物在沟膜边缘排列，在沟膜中央聚成小簇
7.中等大小花粉粒，网眼内具中等密度附属物……黄花酢浆草 *O. pes-caprae*
7.小花粉粒，网眼内无附属物……乳白蝴蝶叶酢浆草 *O. perdicaria*
6.颗粒物在沟膜边缘排成一排，并在中央明显的聚成块状
8.网眼内具低密度或中密度附属物，细网状或微细网
9.网眼内具中密度附属物
10.近球形，长短雄蕊花粉粒皆为微细网……扁平酢浆草 *O. compressa*
10.扁球形，长短雄蕊花粉粒外壁纹饰不一致……纳马夸纳酢浆 *O. namaquana*
9.网眼内具低密度附属物……星星酢浆草 *O. stellata*
8.网眼内具高密度附属物
11.长短雄蕊花粉粒皆为微细网
12.花粉粒大小大于 30 μm
13.长短雄蕊花粉粒皆为近球形……桃之辉酢浆草 *O. glabra*
13.长短雄蕊花粉粒形状不一致……双色冰淇淋酢浆草 *O. versicolor*
12.花粉粒大小小于 30 μm……藤双色冰淇淋酢浆草 *O. tenuifolia*
11.扁球形，长短雄蕊花粉粒外壁纹饰不一致……兔耳酢浆草 *O. fabaefolia*

2.3 聚类分析

根据花粉粒网眼大小、网眼直径、网脊宽度、网眼附属物密度及沟膜结构指标，对 12 种具网状纹饰花粉粒进行聚类分析，其中网眼附属物密度及沟膜结构为定性指标，按其类型进行编号并进行聚类分析，当遗传距离为 10 时，根据沟膜结构 12 种聚为 4 类（图 11）。类型 I 有 7 种，根据网眼内附属物密度又可以分为 a、b，2 类，其中 a 类有纳马夸纳酢浆草（*O. namaquana*）、黄花酢浆草、兔耳酢浆草和扁平酢浆草（*O. compressa*），其花部形态相似，均为黄色花（图 1），这 4 种亲缘关系更近。b 类有桃之辉酢浆草、双色冰淇淋酢浆草（*O. versicolor*）和藤双色冰淇淋酢浆草（*O. tenuifolia*）。类型 II 为吉氏酢浆草的 2 种花柱类型，在对其不同花柱类型花粉的观察中，发现吉氏酢浆草长花柱类型花粉粒网眼内无附属物，萌发沟结构为类型 I，而中花柱型花粉粒网眼内有低密度的颗粒物，萌发沟结构为类型 IV。类型 III 有 3 种，其中星星酢浆草和大花酢浆草聚为 c 类；d 类为乳白酢浆草。类型 IV 仅一片心酢浆草一种，其在形态上表现为白花，心形叶（图 1）。

chinaXiv:202307.00152v1



吉氏酢浆草表示长花柱型；吉氏酢浆草 2 表示中花柱型

O. zeekoevleyensis stands for long-style; *O. zeekoevleyensis* 2 stands for mid-style

图 11　酢浆草属孢粉学聚类结果

Fig. 11　Results of palynology clustering in the genus *Oxalis*

3　讨论

3.1　不同花柱类型花粉形态

异型花柱是基因控制的花多态性，其特征为花形态中雌雄异位的形式，已知存在被子植物 25 科中，其中三型花柱植物仅存在于雨久花科（Pontederiaceae）、千屈菜科（Lythraceae）、酢浆草科、石蒜科（Amaryllidaceae）、牛栓藤科（Connaraceae）（Ganders, 1979）。二型花柱中有 2 种形态，即长花柱型和短花柱型，三型花柱植物有 3 种形态，即长花柱型、中花柱型和短花柱型。异型花柱是独立进化的结果，在植物花形态多样性方面具有促进作用（Ganders, 1979; Barrett & Shore, 2008）。在三型花柱中，花粉粒大小和数量有所不同，并且可能在花粉外壁纹饰、花粉颜色、花粉中淀粉类型、柱头乳突或花冠大小或形态上有所不同（Ganders, 1979; Dulberger, 1992）。本研究中发现同一种植物的不同花柱类型其花粉外壁纹饰有所不同，但花粉形状并无差异，其中花粉大小表现为长花柱型要比短花柱和中花柱类型更小，这与其他异型花柱植物中发现的结果一致（Massinga et al., 2005；Luo et al., 2006; Wolff et al., 2007），此外在连翘（*Forsythia suspensa*）的研究中发现，不同花柱类型花粉形态不同外，花粉生活力和花粉萌发率也有显著不同，短花柱型花粉生活力和萌发率都明显高于长花柱型，且花粉的赤道轴长度影响着花粉的发芽率（刘红霞等，2009），在茜草科（Rubiaceae）的研究中同样也有类似结论，短花柱结实率和繁殖成功率要高于长花柱（Wolff & Liede-schumann, 2007）。而在酢浆草属植物相关研究中还未见对不同花柱类型的花粉生活力及其萌发率的相关报道，为更好地促进酢浆草属植物的育种研究，该方面值得深入研究。

3.2　异常花粉产生及意义

异常花粉粒在大小、形状、萌发孔的数量和排列上与正常花粉粒表现不同（Halbritter et al., 2018）。常见于被子植物中，如睡莲科（Nymphaeaceae）和莲科（Nelumbonaceae）（Bhowmik & Datt, 2012），桉属（*Eucalyptus*）（Kailas et al., 2016），欧亚山茱萸（*Cornus mas*）（Mert et al., 2009）。本研究所观测的 14 种酢浆草属植物中，首次发现 3 个种存在 3 种不同的变异类型，分别在桃之辉酢浆草发现 2-环沟花粉粒、一片心酢浆草中发现螺旋萌发孔花粉粒、黄花酢浆草中发现两种异常花粉，即螺旋萌发孔花粉粒和 4-环沟花粉粒，而前人对这 3 种花粉形态研究中并未发现存在异常花粉粒。产生这一现象原因可能与遗传或环境

chinaXiv:202307.00152v1

因素有关。遗传方面，植物多倍性能够引起花粉异常（Halbritter et al., 2018），本研究发现具异常花粉粒的黄花酢浆草具多种倍性，分别是二倍体、四倍体和五倍体（Castro et al., 2007），因此推测该种可能为四倍体或五倍体。另一原因则可能为环境因素，在对西藏长叶松（*Pinus roxburghii*）花粉粒研究中发现环境因素——包括关照强度、温度、湿度以及大气中污染物水平，都能够引起异常花粉粒的产生（Dixit et al., 2016）。本研究还发现异常花粉粒较正常花粉粒而言，仅改变萌发沟数目和排列，不改变其外壁纹饰，这与 Dreyer（1998）对该属植物南非种研究一致。异常花粉的形成可以看作是个随机的过程，并非所有的发育都在遗传的直接控制之下，环境因素可能在形态的发展上起一定作用，异常花粉的形成可能具有进化意义。

3.3　花粉形态的进化趋势及亲缘关系分析

本试验中所有材料的花粉形态与前人观测结果（Walker, 1974; Lopez et al., 2016 ）基本吻合。在花粉形状上表现为近球形或扁球形，极面观均为三裂圆形具 3 沟，稀 2 沟和 4 沟，网状花粉外壁为细网状或微细网状，孢子花粉素一般形成群组，在萌发沟边缘边缘或在沟的中心成行。

在被子植物中，花粉大小是由小花粉向中等大小花粉进化，花粉形状由长球形到近球形到球形进化；外壁纹饰从微穴到具穿孔到细网状到粗网状进化（Walker, 1974），此外，外壁纹饰越复杂代表进化程度越高。本研究 14 种中 96.3%为中等大小花粉粒，花粉形状以近球形为主，外壁纹饰为复网状和网状两种，其中复网状花粉粒外壁纹饰较网状花粉粒纹饰更为复杂，由此，推测该属植物可能处在一个中等进化位置。其中，乳白酢浆草为小花粉粒较为原始，构巢酢浆草和果香酢浆草具复网状花粉相对最进化，其他种为中等进化类型，而在该属中发现异常花粉粒，说明该属植物可能仍然在积极进化。

构巢酢浆草和果香酢浆草，在形态学研究中，构巢酢浆草划分在 *Sagittatae* 组而果香酢浆草未被进行分类处理，且均未见分子研究报道。尽管二者在形态外观上有较大差异，但本研究结果表明二者花粉形态相似，花粉粒均为近球形，中等大小，外壁纹饰为复网状花粉粒，因此本研究支撑二者为近缘。

桃之辉酢浆草、双色冰淇淋酢浆草和藤双色冰淇淋酢浆草，花部形态特征相似，在形态学分类上皆被划分在 *Angustatae* 组，同样这种相似性还表现在花粉形态上，其花粉形态表现为网眼附属物密度高，微细网，萌发沟内颗粒物在边缘排成一排，并在中央明显的聚成块状。同样在分子系统研究中表明它们为姐妹类群，并处于光叶酢浆草分支（*O. glabra* Clade）（Oberlander et al., 2004）。综合形态学、分子系统研究及孢粉学研究结果，表明桃之辉酢浆草、双色冰淇淋酢浆草、藤双色冰淇淋酢浆草这 3 个种间亲缘关系较近。

大花酢浆草、星星酢浆草和乳白蝴蝶叶酢浆草，其形态特征具一定差异，其中大花酢浆草、星星酢浆草被划分在 *Cernuae* 组，乳白蝴蝶叶酢浆草为 *Perdcara* 组，花粉聚类结果将其被划分为类型 III 中不同类别。其中大花酢浆草、星星酢浆草为类型 III，c 类，花粉形态表现为网眼内具低密度颗粒物，长雄蕊花粉为细网状，短雄蕊花粉为微细网状，同样分子研究表明它们为姐妹类群（Oberlander et al., 2011）。而乳白蝴蝶叶酢浆草为类型 III，d 类，其花粉形态表现为网眼内不具颗粒物，长短雄蕊花粉皆为微细网状。综合形态学、分子系统研究及孢粉学研究结果支持大花酢浆草和星星酢浆草种间关系较近，而乳白蝴蝶叶酢浆草较前二者亲缘关系较远。

吉氏酢浆草、一片心酢浆草。在形态学上分别划分在 *Oppositae* 组和 *Campannlatae* 组，孢粉学研究中划分为类型 II 和类型 IV，在孢粉学、形态学及分子系统中都未能与其他种归为一类，说明吉氏酢浆草和一片心酢浆草与其他种亲缘关系较远。

扁平酢浆草、黄花酢浆草、纳马夸纳酢浆草及兔耳酢浆草在孢粉学上聚为一类，花粉形态表现为网眼内具高密度或中密度附属物，细网状或微细网状，花粉粒为中等大小，近球形或扁球形。在分子系统研究中（Oberlander et al., 2011），将扁平酢浆草和黄花酢浆草归为 Clade2，纳马夸纳酢浆草及兔耳酢浆草归为 Clade8。而形态学分类则将纳马夸纳酢浆草及兔耳酢浆草归为 *Crassulae* 组，扁平酢浆草、黄花酢浆草为 *Cernuae* 组。综上可得形态学分类、分子系统及孢粉学研究并不一致。

总之，供试的 14 种酢浆草属植种间花粉形态存在一定差异，在一定程度上能够反映植物演化和亲缘关系，同时也是鉴定植物物种的重要依据。然而植物分类是一门非常复杂的学科，因此要弄清楚植物种间亲缘关系，仍然需要结合形态特征、分子生物学等方面综合考虑。

chinaXiv:202307.00152v1

chinaXiv:202307.00152v1

参考文献：

ABUN WOLDETINSAE A, 2003. A palynological study of selected American members of *Oxalis* L.[D]. Stellenbosch: Stellenbosch University: 44-51.

BARRETT SCH, SHORE JS, 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics[M]//Self-incompatibility in lowering plants. Berlin: Springer: 3-32.

BHOWMIK S, DATT BK, 2012. Pollen dimorphism of several members of Nymphaeaceae and Nelumbonaceae: an index of geographical and ecological variation[J]. Not Sci Biol, 4(3): 38-44.

CASTRO S, LOUREIRO J, SANTOS C, et al., 2007. Distribution of flower morphs, ploidy level and sexual reproduction of the invasive weed *Oxalis pes-caprae* in the western area of the Mediterranean region[J]. Ann Bot, 99(3): 507-517.

CHEN ML, LIU DY, LI SS, 2007. Observation of micromorphological characters of five species in *Oxalis*[J]. J Plant Resour Environ, 16(3): 7-18. [陈明林，刘登义，李珊珊，2007. 酢浆草属 5 种植物的微形态特征观察[J]. 植物资源与环境学报，16(3)：7-18.]

DENG T, ZHANG DG, LIU Z, et al., 2013. *Oxalis wulingensis* (Oxalidaceae), an unusual new species from central China[J]. Syst Bot, 38(1): 154-161.

DIXIT P, SAXENA G, KUMAR D, et al., 2016. Behavioural studies on the pollen grains of *Pinus roxburghii* collected from Lucknow, India–A report[J]. The Palaeobotanist, 65: 285-296.

DONG N, LI CR, CHEN L, et al., 2020. Establishment and application of ornamental evaluation system for *Oxalis*[J]. Chin J Trop Crops, 41(9): 1770-1778. [董钠，李成儒，陈蕾，等，2020. 酢浆草属植物观赏性评价体系的建立与应用[J]. 热带作物学报，41(9)：1770-1778.]

DREYER LL, 1996. A palynological review of *Oxalis* (Oxalidaceae) in southern Africa[D]. Pretoria: University of Pretoria:149-156.

DREYER LL, VAN WYK AE, 1998. Aberrant pollen in southern African *Oxalis* (Oxalidaceae)[J]. Grana, 37(6): 337-342.

DULBERGER R, 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome[M]//Evolution and function of heterostyly. Berlin: Springer: 41-84.

Editorial Board of Flora of China. Flora of China [DB/OL]. (2008) [2022-011-6]. https://www.plantplus.cn /foc/AboutFoc.

ENDREE PK, 2010. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades1[J]. Ann Mo Bot Gard, 97(4): 541-583.

ERDTMAN G, Handbook of Palynology [M]. Beijing: Science Press: 13-16. [埃尔特曼，1978. 孢粉学手册[M]. 北京：科学出版社：13-16.]

GANDERS FR, 1979. The biology of heterostyly[J]. N Z J Bot, 17(4): 607-635.

HALBRITTER H, ULRICHL S, GRIMIMSSON F, et al., 2018. Illustrated pollen terminology[M]. Berlin: Springer: 61-63.

JÁNOS Á, 2017. Investigation of the ornamental value of bulbous *Oxalis* species and cultivars[J]. Agricultural Management/Lucrari Stiintifice Seria I, Management Agricol, 19(1): 5-10.

KAILAS JG, RAMAKRISHNA H, SEETHARAM DS, 2016. Diversity in syncolpate pollen of arborescent taxa in Karimnagar district, Telangana State, India[J]. Res J Pharm Biol Chem Sci, 7(3): 771-776.

LI HC, WU TY, LUO J, 2021. Pollen morphological characteristics of 30 species of Gentianaceae in shergyla mountain area, Tibet[J]. Acta Hortic Sin, 48(12): 2427-2442. [李洪池，吴天彧，罗建，2021. 西藏色季拉山区龙胆科 30 种植物的花粉形态特征[J]. 园艺学报，48(12)：2427-2442.]

LIU HX, REN SF, SHI BS, et al., 2009. Comparison of pollen morphology and viability between two types of *Forsythia suspensa*[J]. J Agric Univ Hebei, 32(1): 37-41. [刘红霞，任士福，史宝胜，等，2009. 不同花柱类型连翘的花粉形态和生活力比较[J]. 河北农业大学学报 32(1)：37-41.]

LOPEZ A, PANSER AF, URTUBEY E, 2013. Revision of *Oxalis* section *Palmatifoliae* DC. (Oxalidaceae)[J]. Phytotaxa, 138(1): 1-14.

LOPEZ A, ROSENFELDT S, 2015. *Oxalis* sect. *Palmatifoliae* (Oxalidaceae): pollen grains morphology and orbicules diversity[J]. Bol Soc Argent Bot, 50(3): 349-352.

LOPEZ A, ROSENFELDT S, 2016. *Oxalis* section *Alpinae* (Oxalidaceae): orbicule diversity and pollen grain morphology[J]. Turk J Botany, 40(6): 637-644.

LUO S, ZHANG D, RENNER SS, 2006. *Oxalis debilis* in China: distribution of flower morphs, sterile pollen and polyploidy[J]. Ann Bot, 98(2): 459-464.

MARCO DE, ARROYO MTK, 1998. The breeding system of *Oxalis squamata*, a tristylous South American species[J]. Bot Act, 111(6): 497-504.

MASSINGA PH, JOHNSON SD, HARDER LD, 2005. Heteromorphic incompatibility and efficiency of pollination in two distylous *Pentanisia* species (Rubiaceae)[J]. Ann Bot, 95(3): 389-399.

MERT C, 2009. Pollen morphology and anatomy of cornelian cherry (*Cornus mas* L.) cultivars[J]. HortScience, 44(2): 519-522.

OBERLANDER KC, DREYER LL, BELLSTEDT DU, et al., 2004. Systematic relationships in southern African *Oxalis* L. (Oxalidaceae): congruence between palynological and plastid trnLF evidence[J]. Taxon, 53(4): 977-985.

OBERLANDER KC, DREYER LL, BELLSTEDT DU, 2011. Molecular phylogenetics and origins of southern African *Oxalis*[J]. Taxon, 60(6): 1667-1677.

PENG HW, ZHOU SD, HE XJ, 2018. Pollen morphology of 26 taxa from 15 genera of Malvaceae in China and its systematic significance[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(10): 1832-1845. [彭焕文，周颂东，何兴金，2018. 中国锦葵科 15 属 26 个分类群植物花粉形态及其系统学意义[J]. 西北植物学报，38(10)：1832-1845.]

ROSENFELDT S, GALATI BG, 2007. Pollen morphology of *Oxalis* species from Buenos Aires province (Argentina)[J]. Biocell, 31(1): 13-21.

SHEN XS, SUN H, 2003. A new species of *Oxalis* (Oxalidaceae) from China[J]. Acta Bot Yunnan, 25(1): 39-40. [沈显生，孙灏，2003. 中国酢浆草属一新种[J]. 云南植物研究，25(1)：39-40.]

TIAN Y, YANG F, LIU XL, WANG HC, 2020. *Oxalis shibeishanensis* (Oxalidaceae), a new species from Yunnan, Southwest China[J]. Taiwania, 65(3): 360-363.

VAIO M, GARDNER A, EMSHWILLER E, et al., 2013. Molecular phylogeny and chromosome evolution among the creeping herbaceous *Oxalis* species of sections *Corniculatae* and *Ripariae* (Oxalidaceae)[J]. Mol Phylogenet Evol, 68(2): 199-211.

WALKER JW, 1974. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms[J]. Am J Bot, 61(8): 891-902.

WANG FX, QIAN NF, ZHANG YL, et al., 1995. Pollen flora of China [M]. Beijing: Science Press: 1-35. [王伏雄，钱南芬，张玉龙，等，1995. 中国植物花粉形态[M]. 北京：科学出版社：1-35.]

WELLER SG, 1992. Evolutionary modifications of tristylous breeding systems[M]//Evolution and function of heterostyly. Berlin: Springer: 247-272.

WOLFF D, LIEDE-SCHUMANN S, 2007. Evolution of flower morphology, pollen dimorphism, and nectar composition in *Arcytophyllum*, a distylous genus of Rubiaceae[J]. Org Divers Evol, 7(2): 106-123.

YANG DK, WU XX, 2004. Studies on pollen morphology of *Oxalis* from Shandong[J]. Guihaia, 24(2): 128-129. [杨德奎，吴晓霞，2004. 山东酢浆草属花粉形态的研究[J]. 广西植物，24(2)：128-129.]

chinaXiv:202307.00152v1